

Ecologie van Fluiters *Phylloscopus sibilatrix* in Nederlandse bossen

Rob G. Bijlsma

Fluiters hebben iets raadselachtigs. Sterk wisselende aantallen op de broedplaatsen van jaar op jaar, het veelal geclusterde voorkomen, die ogenschijnlijk eeuwig zingende mannetjes, dat prachtige reikhalzen in de boomtoppen, wat zit daar allemaal achter? De sterke aantalsschommelingen zijn al heel lang bekend (Bijlsma *et al.* 2001, van der Weele 2004, Wesołowski *et al.* 2009). Dat geldt ook voor de veelwijverij waar Fluiters – soms - aan doen (Svårdson 1947). Toch wordt er in Nederland geen aandacht aan polygynie besteed tijdens inventarisaties, afgezien van de wat cryptische opmerking dat de zangactiviteit sterk kan verschillen naar individu (Hustings *et al.* 1985). Dat verschil heeft echter niets van doen met individuele variatie in gedrag, maar alles met de status van de zanger binnen de populatie (gepaard of niet), tijd van de dag ('s middags zingende Fluiters zijn vaak ongepaard) en seizoen (vroeg in het seizoen verlaten gepaarde mannetjes hun territorium vaker om op een andere plek te gaan zingen dan laat in het seizoen) (Temrin & Stenius 1994).

In verband met een langlopend onderzoek naar de invloed van veranderende omgevingsfactoren op een lange-afstandstrekker, de Bonte Vliegenvanger *Ficedula hypoleuca* (Both *et al.* 2008), begonnen we steeds meer interesse te krijgen in andere lange-afstandstrekkers (hoe reageren die op warmer wordende voorjaars in het broedgebied), korte-afstandstrekkers (idem) en standvogels (idem) (Both *et al.* 2010). Fluiters, bijvoorbeeld, een soort die wat zuidelijker in Afrika overwintert (vanaf de Soedan-Guinea vegetatiezone zuidwaarts) dan de Bonte Vliegenvanger (die in de boomsavanne van de Soedan vegetatiezone verblijft; Zwarts *et al.* 2009), en tot de laat op de broedplaatsen arriverende lange-afstandstrekkers behoort. Pas afgelopen jaar, 2012, had ik eindelijk weer wat tijd over om vaker dan incidenteel nesten van andere zangvogels op te zoeken, iets wat ik tot 2007 standaard en op grote schaal had gedaan. Nesten zoeken is het enige rechtstreekse antwoord op vragen betreffende de broedbiologie.

Omdat reproductie één van de pijlers onder een populatie is, ontkomen we niet aan nestenzoekerij met een wetenschappelijke vraagstelling (dat is iets geheel anders dan eierenzoeken, wat mensen beoefenen uit eigenbelang): hoe succesvol broeden Fluiters als ze zich in Nederland vestigen? Daar kwam nog een tweede vraag bij, deze keer gesteld door Tomasz Wesolowski: hoe verdelen die Fluiters zich van jaar op jaar over Europa, zijn ze – gezien de sterke aantalsschommelingen – misschien nomadisch? Om die vraag te kunnen beantwoorden, was het ringen van vogels niet de meest ideale oplossing (terugmeldkans bijkans nihil, al is het terugkeerpercentage van mannetjes in West-Europa met 6-28% veel hoger dan in Oost-Europa en Rusland: 0-5%; Wesolowski *et al.* 2009), maar zouden stabiele isotopen in veren uitkomst kunnen bieden (Hobson *et al.* 2004). Fluiters vangen dus, en veertjes verzamelen.

Zo kwam het dat ik in voorjaar en zomer 2012 met meer dan gebruikelijke aandacht voor Fluiters door de West-Drentse bossen liep en fietste: zingende mannetjes intekenen, nesten zoeken en controleren, vogels vangen. Hoeveel van die mannen hadden eigenlijk een vrouw, en wat was het broedsucces van de gepaarde vogels, gingen ze vreemd? Ondertussen kon ik mooi een groeicurve van de nestjongen bij elkaar sprokkelen, iets waar ik al wat eerder mee was begonnen.



Foto 1a en 1b. Fluiters hebben de reputatie broedvogels van loofbos op zandgrond te zijn, zoals hier (a) op Berkenheuvel (overwegend zomereik, schaarse bodembegroeiing, 19 september 2012, maar tegenwoordig broeden er meer in (b) gemengd bos met een geringe component loofhout (overwegend grove den, Berkenheuvel, Midzomer, 19 september 2012) (Foto's: Rob Bijlsma). *Wood Warblers are generally considered to inhabit deciduous woodland (here mostly Quercus robur, with scarce vegetation on forest floor, Photo 1a), but nowadays most breed in mixed coniferous-deciduous woodland with a high proportion of Scots pine (Photo 1b).*

Gebied en werkwijze

Mijn activiteitsgebied omspannt Landgoed Berkenheuvel en Boswachterij Smilde, grote bosgebieden in het westen van Drenthe gelegen tussen de provinciegrens met Friesland en plaatsjes als Geeuwenbrug, Diever, Wapse en Doldersum. Het zijn overwegend naaldbossen, met grove den op de voormalige stuifzanden en een menging van lariks, fijnspar, douglas, Amerikaanse eik, zomereik en beuk op de meer fijnlemige zandgronden. In de afgelopen twintig jaar zijn die bossen gevarieerder geworden, vooral door de sterke opkomst van ondergroei in de vorm van zomereik, lijsterbes, vuilboom, hulst en Amerikaanse vogelkers. Een perceel fijnspar is tegenwoordig meer dan fijnspar alleen, zoals bijna elke perceel naaldhout tegenwoordig kan worden omschreven als 'gemengd bos'. De bosbodem is bovendien dichter begroeid met smele, pijpenstrootje, braam, varens en mos en het aandeel liggend dood hout is gestegen. Die arme kale bende van weleer bestaat niet meer.

Dit gebied bezoek ik dagelijks, zij het niet overal even frequent. Berkenheuvel, Midzomer, Torenlaan en Oude Willem werden dagelijks zeer intensief onderzocht in verband met Bonte Vliegenvangers en roofvogels, de rest van het gebied minstens één maal per week in verband met roofvogels en Fluiters (en nog zo het een en ander). In totaal besteedde ik in dit gebied van mei tot en met augustus 2012 856 uren aan veldwerk.

Fenologie

Voor de fenologie heb ik gebruik gemaakt van mijn waarnemingen op de ZW-Veluwe (vanaf 1968, ná 2000 aangevuld met waarnemingen van de ZW-Veluwe via waarneming.nl voor dagen met drie of meer meldingen) en in Drenthe (1981-2012, voor 1981 en 1989 aangevuld met waarnemingen van Joop Kleine). Omdat fenologie op basis van eerste waarnemingen sterk afhankelijk is van uitbijters (Lehikoinen & Sparks 2010), heb ik de aankomst uitgedrukt als de gemiddelde aankomstdatum van de eerste drie mannetjes. Dat zegt nog steeds niets over de aankomst van de gehele populatie, al vonden Sparks *et al.* (2005) een duidelijk verband tussen eerste en gemiddelde aankomst, maar het elimineert in ieder geval de invloed van uitbijters. In mijn geval, bijvoorbeeld, viel de eerste waarneming soms één of enkele dagen eerder dan de daaropvolgende, maar lagen de tweede en volgende waarnemingen vaak dicht bij elkaar (en niet zelden op dezelfde dag). Het lijkt erop alsof de eerste Fluiters tamelijk gesynchroniseerd binnenkomen, dat wil zeggen: de mannetjes (wat de vrouwtjes doen, is mogelijk een ander – want onbekend – verhaal). Verder is het een voordeel dat ik dagelijks in het bos ben, zodat er sprake is van een gelijkmatige veldinspanning. Voor het gemak ga ik er maar vanuit dat mijn gehoor niet zodanig is afgetakeld dat ik problemen heb bij het opsporen van zingende en lokroepende Fluiters. Het enige dat ik niet in de hand heb, zijn veranderingen in de populatiegrootte: het ligt voor de hand te veronderstellen dat de eerste waarnemingen gemiddeld vroeger zullen uitvallen bij een hoge dan bij een lage populatiedichtheid (immers: grote trefkans, grotere kans op enkele zeer vroege vogels). Daar valt voor te corrigeren, maar dat heb ik hier niet gedaan.

Polygynie en solitaire mannen

Fluiters inventariseren lijkt een recht-toe-recht-aan bezigheid. Je moet immers wel heel doof zijn wil je aan een zingende Fluits voorbij lopen. Maar niet elke zingende Fluits vertelt dezelfde boodschap: is hij monogaam, polygaam of ongepaard? Voluit zingende mannetjes in juni en juli zijn bijna altijd ongepaard of bezig zich een tweede vrouwtje te verwerven terwijl ze al een vrouw op eieren hebben zitten. De status van zulke vogels is betrekkelijk eenvoudig te checken: kijk het even aan (Fluiters laten zich uitstekend van dichtbij observeren), en al snel zal blijken of hij zich onledig houdt met zingen en het maken van korte baltsvluchtjes, afgewisseld met wat reikhalzen om tussendoor prooijs te snacken. Noteer de tijd van de dag. Check in de daaropvolgende dagen of er op die plek wel of niet wordt gezongen (noteer wederom de tijd, alsook het aantal minuten dat je aan observatie van dat territorium besteedde). Is het mannetje telkens zingend aanwezig, en vooral als dat ook 's middags het

geval is, dan is de kans groot dat het een ongepaarde is. Gepaarde mannetjes die in een tweede territorium zitten te zingen, vliegen geregeld terug naar hun primaire territorium (met vrouw), om daar acte de présence te geven. Zodra ze jongen hebben, neemt hun zangfrequentie in het secundaire territorium sterk af. De grootste afstand tussen het eerste en tweede territorium van hetzelfde mannetje, gemeten door Temrin & Stenius (1994) in Zweden, was 1300 m, maar gemiddeld was dat 330 m (acht gevallen); die uitbijter van 1300 m buiten beschouwing latend varieerde de afstand van 120-900 m. Is de zangpost soms wel en soms niet bezet, dan gaat het waarschijnlijk om een polyterritoriale man die af en toe zijn primaire territorium bezoekt; dat laatste doet hij vooral in de middag veelvuldig of constant. 's Middags actief zingende mannetjes zijn meestal ongepaard.

Nesten zoeken

Zodra het mannetje gepaard raakt, verandert op slag zijn gedrag (Temrin 1986, Temrin & Jakobsson 1988, Temrin 1989). Hij volgt haar als een schaduw, soms zingend maar vaker stil. Wanneer de vrouw bezig is met nestbouw en eileg, kun je het mannetje korte trillers horen maken, op één toonhoogte en zonder versnelling. Dat is een mooi hulpmiddel om te weten dat hij gepaard is én een vrouwtje heeft dat tegen/in de eilegfase zit. Een vrouw in de eilegfase wisselt heftische foerageertochtes in boomtoppen af met lethargisch op een tak zitten (vaak half verborgen, kan ze makkelijk tien minuten volhouden). Zit ze eenmaal te broeden, komt ze geregeld van de eieren om te foerageren. Het mannetje kan haar daarbij begeleiden, maar dat hoeft niet; de smiecht kan namelijk ook verderop zitten te zingen in de hoop een tweede vrouwtje te scoren.

Een druk foeragerende vogel is dus vaak een vrouwtje met eieren, en die kun je met wat geduld naar haar nest terugvolgen. Mis je haar terugkeer, dan is het lang wachten voordat ze opnieuw tevoorschijn komt (minstens een half uur). De meeste gepaarde mannetjes houden op met zingen zodra het legsel voltallig is. Stille in potentiële broedgebieden rond eind mei-begin juni hoeft dus niet te betekenen dat er geen Fluïters zijn (zie ook Waldeck 1949); de lokale broedvogels kunnen namelijk in de eifase zitten, een fase dat ze zich gedeisd houden.^[1] Zodra er jongen zijn, verandert het gedrag opnieuw. Die jongen moeten natuurlijk worden gevoerd, en je kunt de ouders (eerst vooral het mannetje, het vrouwtje houdt de jongen warm) nu met kleine prooien in de snavel zien die ze niet doorslikken. Na enkele dagen gebruiken de oudervogels steeds vaker tijdens het foerageren de lokroep, het fraaie 'pju'dat sommigen verwarren met een Goudvink maar dat een veel krachtiger timbre heeft. Ik zal niet beweren dat het door het bos schalt, maar het scheelt niet veel. Wat later in de nestjongenfase doen beide ouders het onophoudelijk. Zelfs op volle snelheid door het bos fietsend kun je nu fluitend Fluïters met een nest met jongen opsporen, omdat het geluid ver draagt en een actief broedsel indiceert (een uitgebreide beschrijving van geluiden en hun betekenis, kun je vinden bij von Treuenfels 1937^[2], Fouarge 1968, en vooral – want gebaseerd op diepgaand ecologisch onderzoek met gekleurde vogels – bij Temrin 1986).

1 *Stille betekent evenmin dat solitaire mannetjes met zingen zijn opgehouden. Sterker nog, ongepaarde mannetjes zingen door totdat ze wegtrekken, zo rond begin juli (contra Hastings et al. 2006: 538).*

2 *Als eerste luitenant kwam hij op 27-jarige leeftijd in mei 1940 in Frankrijk aan zijn eind, zoals dat toen heette: 'bald nach Beginn der siegreichen Offensive im Westen für Deutschlands Zukunft gefallen'. De necrologie was van de hand van Erwin Stresemann, althans volgens Gebhardt 2006, want de necrologie die vooraf ging aan het postuum gepubliceerde artikel over de biologie en psychologie van Tjiftjaffen vermeldt geen naam van degene die het schreef. Stresemann wist overigens al lang dat het rapalje in Duitsland aan de macht was gekomen, en was daar niet blij mee, maar hier spreekt hij toch nog van een zegenrijk offensief. Het doodsbbericht verscheen in Journal für Ornithologie 88: 509-511, 1940; von Treuenfels had toen al naam gemaakt met uitgebreide studies van Phylloscopus-soorten. Oorlogen hebben heel wat talentvolle vogelaars vroegtijdig weggevaagd, in Nederland bijvoorbeeld Jan Joost ter Pelkwijk (1948), die op 2 maart 1942 in de Javazee zijn einde vond.*

Het is dan nog maar een kwestie van op een afstandje observeren, en de prooidragende ouder naar zijn nest terugkijken. Gedragen ze zich zenuwachtig met een prooi in de snavel, of slikken ze die na enige tijd door, dan sta je te dicht bij het nest. Fluïters vliegen met die prooi, al lokroepend, in stapjes naar het nest, steeds lagere posities in de vegetatie kiezend; het laatste stukje vallen ze stil, en als een schicht schieten ze naar de bodem. Die invliegbaan is handig om te weten, omdat je komend vanuit dezelfde hoek het makkelijkste de donkere liggend-ovale nestopening weggestopt in de vegetatie kunt zien (Foto 2). Komend van de achterzijde zie je niets, of – als je eenmaal weet hoe een fluïternest eruit ziet – alleen de overkapping van strootjes (indien aanwezig, veel nesten zitten gewoon onder blad en gras verstoppt).

De nesten controleerde ik in de meeste gevallen twee maal, namelijk in de eifase (eieren tellen) en in de jongenfase (liefst rond dag 7, als de jongen structureel volgroeid zijn maar nog niet het nest verlaten als ze worden teruggezet; dat laatste kan al gebeuren vanaf dag 9)¹. De jongen haalde ik uit het nest en handelde ik op tenminste 20 m afstand af. Standaard nam ik vleugellengte (maximaal gestrekt, bocht uit vleugel gedrukt) en gewicht (eerst met unster, tot halve gram nauwkeurig, vanaf 2005 digitaal tot een tiende gram nauwkeurig). De groeicurves zijn gebaseerd op nesten waarvan ik de exacte uitkomstdatum van de eieren wist (zie Rheinwald 1971 en Tiainen 1978 voor groeicurves uit resp. Duitsland en Finland). In recente jaren nam ik tevens P8 (en lengte van vlag), tarsus en tarsus + hiel (zie Bijlage 1). Bij mislukking van het nest probeerde ik te achterhalen wat er was gebeurd (maar zie Mallord *et al.* 2012, voor enige woorden die manen tot voorzichtigheid bij het toekennen van een predator aan een mislukt nest).

Fluïters vangen en meten

In 2012 ben ik begonnen met het vangen van volwassen Fluïters. Dat is een fluitje van een cent. Een zingende of lokroepende Fluïter kan heel dicht worden benaderd zonder dat deze zich laat afleiden. Binnen enkele minuten weet je precies welke takjes hij vanuit welke hoek aanvliegt en hoe de zangvluchten verlopen. Dan is het opzetten van een strategisch zesmetersnetje snel gepiept, mp3-speler met fluïterzang en lokroep erbij, een kleine versterker, en klaar is Kees. In enkele gevallen had ik me nog maar net van het net verwijderd, of de Fluïter hing er al in. Dat lukte overigens niet altijd, vooral niet wanneer de omringende vegetatie geen takken op nethoogte had. In zo'n geval kon het voorkomen dat het mannetje boven het net heen en weer bleef vliegen, of in een strakke zangvlucht op de luidspreker afkoerste en zich liet vangen. Mocht er binnen een half uur geen vangst zijn, hield ik ermee op; zulke vogels lieten zich ook enkele dagen later zelden vangen; de spreekwoordelijke uitzonderingen (in mijn geval 5 op 23 mannen).

Vrouwjes kun je met de hand op het nest vangen door kalm recht op de nestopening af te lopen, voorzichtig door je knieën te gaan en zonder aarzelen toe te grijpen (mededeling Tomasz Wesołowski, die deze methode – samen met zijn medewerkers – standaard toepast in Białowieża National Park, naar zijn zeggen zonder verstoring). Ik heb het enkele malen gedaan, maar voelde me er niet lekker bij. Het is toch een enorme inbreuk op een grondbroedende vogel en haar nest (opening wordt wijder gemaakt door je hand), en liever wachtte ik tot ze jongen van drie dagen of ouder hadden om een netje dwars voor het nest te zetten, rekening houdend met aanvliegroutes van prooiaandragende ouders. Ook een inbreuk, maar minder drastisch en even – zo niet meer – effectief in termen van vangsten (je vangt man én vrouw). Nadeel is wel dat je vogels gaat mislopen, omdat fluïternesten (sowieso nesten van grondbroeders) vaker mislukken dan slagen. Als dat vroegtijdig gebeurt, is het dag met je handje: de Fluïters zijn hem gesmeerd.

1 Als de jongen bevederd zijn, is het af te raden ze uit het nest te halen. Die laten zich namelijk niet meer terugzetten, en sowieso fokken ze zichzelf en elkaar op met krijten. Mocht je ze wél uit het nest hebben gehaald, zet ze dan terug met de staart gericht naar de nestopening (normaaliter koekeloeren ze allemaal naarbuiten), houdt de nestopening net zo lang gesloten tot ze tot rust zijn gekomen, en verwijder jezelf zachtjes totdat ook de ouders niet meer alarmeren. Soms helpt het door een blaadje voor de nestopening te leggen (maakt het nest donker).

Van de gevangen vogels bepaalde ik rui, gewicht (tot op 0.1 g nauwkeurig, digitaal of met unster), vleugellengte (maximaal gestrekt, vleugelbocht eruitgedrukt), P8, tarsus, tarsus + hiel, pootdikte (lateraal, net boven voet, schuifmaat niet aandrukken zodra poot wordt geraakt) en kop + snavel (schuifmaat, idem) (zie Bijlage 2). Het geslacht bepaalde ik voorafgaand aan de vangst (zang of niet), en tijdens de vangst (broedvlek of niet). Van elke gevangen vogel nam ik een centrale staartpen, de zesde staartpen rechts en de middelste tertial rechts; dit materiaal is overgedragen aan Tomasz Wesołowski die het zal gebruiken bij zijn Europese studie naar de herkomst van Fluiters. Alle vogels hervatten binnen een minuut na mijn vertrek hun normale bezigheden. In de daaropvolgende dagen kon ik aan niets merken dat er iets was veranderd in hun gedrag, zelfs niet als ik ze benaderde.

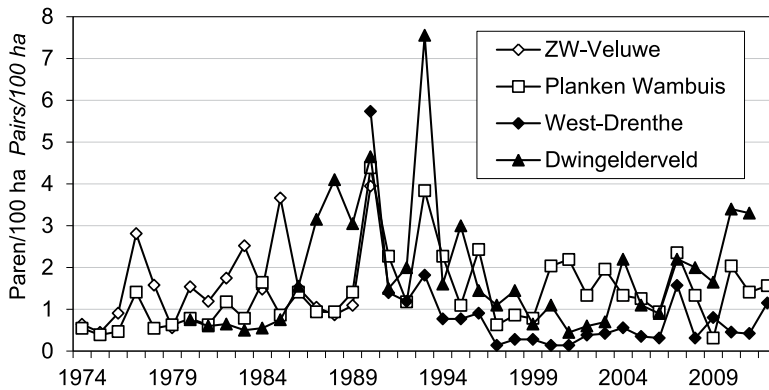
Foto 2. Nest van Fluitslager met jongen van 9-10 dagen oud, Berkenheuvel, 13 juni 2012 (Foto: Rob Bijlsma). De liggend-ovale opening, van verre zichtbaar als donker gat in de vegetatie, is een handige verklikker voor de ervaren nestenzoeker. *Wood Warbler nest with 9-10 days old chicks, wit typical nest entrance (a dead give-away when searching for nests), Berkenheuvel 13 June 2012.*



Resultaten

Trend

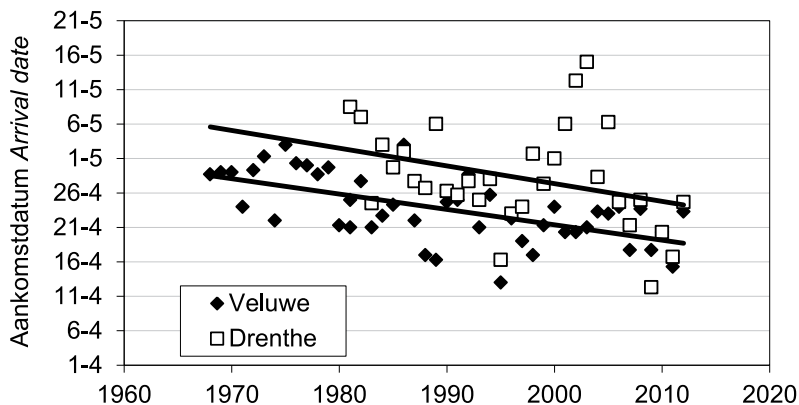
Fluiteraantallen kunnen behoorlijke uitschieters te zien geven, maar over een langer tijdvak bekeken zijn zulke uitbijters schaars (Figuur 1). De échte piekjaren lijken op Nederlandse schaal overal gelijktijdig op te treden, al zijn er uitzonderingen (1988, 1993). Over een tijdvak van 30 jaar of meer is de stand vrij stabiel, waarbij de eindjaren tachtig en beginjaren negentig een hogere stand te zien gaven dan de jaren zeventig of de periode na 1993. De variatie in aantallen is op de Veluwe groter dan in Drenthe: resp. een factor 17-41 voor twee gebieden op de Veluwe tegen 9-14 voor twee gebieden in Drenthe.



Figuur 1. Aantalverloop van Fluiters op de ZW-Veluwe (1974-1990, 7150 ha bos; eigen gegevens), Planken Wambuis (1974-2012, 1277 ha bos; eigen gegevens), West-Drenthe (1990-2012, 2900 ha bos; eigen gegevens) en Dwingelderveld (1984-2008, 2000 ha bos; Joop Kleine). Solitaire mannetjes zijn als territorium meegerekend. *Number of Wood Warbler territories in two regions in The Netherlands, i.e. Veluwe (open symbols) and Drenthe (closed symbols); solitary males are included.*

Fenologie

De aankomst van Fluiters in de broedgebieden heb ik uitgedrukt als de gemiddelde aankomst van de eerste drie mannetjes. Dit om te voorkomen dat het beeld wordt bepaald door uitbijters. In de meeste jaren is de aankomst van de eerste set mannetjes redelijk gesynchroniseerd, waarbij ik de eerste één of enkele dagen eerder kan registreren dan de daaropvolgende. Zowel op de Veluwe als in Drenthe vond ik een trend van vervroeging: een eerdere aankomst dan in het (recente) verleden. In Drenthe is die trend zelfs zichtbaar ongeacht een periode in de jaren 2000 van juist weer latere aankomsten. Hoorde je 20-30 jaar geleden de eerste Fluiters rond koninginndag (30 april), tegenwoordig valt dat een week of meer eerder (Figuur 2).

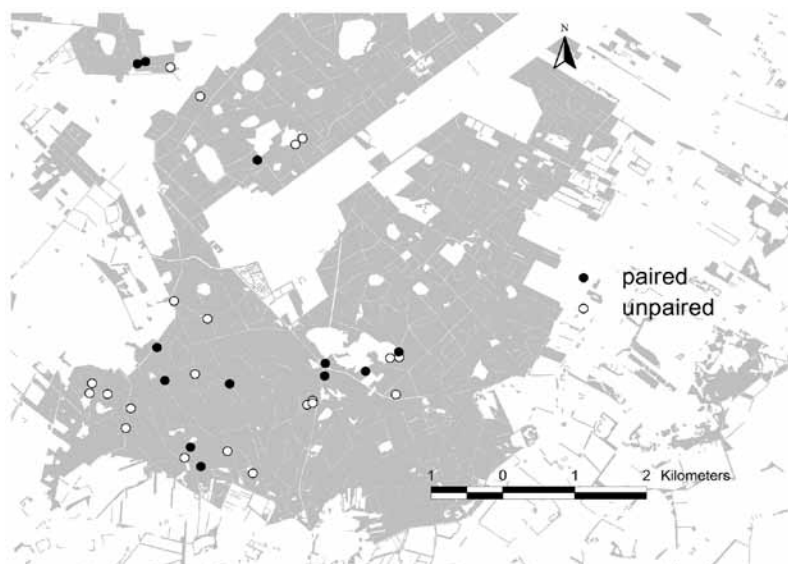


Figuur 2. Gemiddelde aankomst van de eerste drie mannetjesfluiters op de ZW-Veluwe (1968-2012) en Drenthe (1981-2012). *Mean arrival date of first three male Wood Warblers on the SW-Veluwe (central Netherlands, 1968-2102) and in Drenthe (northern Netherlands, 1981-2012).*

Dichtheid en voorkomen in West-Drenthe in 2012

Het jaar 2012 was, vergeleken met de tijdreeks vanaf 1990, een jaar met een redelijke dichtheid. De toename in vergelijking met de voorafgaande jaren is deels reëel, deels ook het resultaat van een grotere inspanning om paren en solitaire mannen te vinden. Opmerkelijk aan 2012 was het wat meer gespreide voorkomen dan gewoonlijk. Op enkele plekken vormden Fluiters de spreekwoordelijke clusters van 2-4 paren, die zo dicht in elkaars buurt zaten dat ze elkaar konden horen zingen. De meerderheid van de vogels zat echter zo ver uit elkaar dat ze op of over de grens van elkaars gehoor zaten, althans als ik mijn eigen gehoor daar als maatstaf voor neem.

Het is hier niet de plaats om in te gaan op de broedhabitat. Het moge volstaan te weten dat Fluiters in zeer uiteenlopende bostypen zingend werden aangetroffen, maar gezien de verspreiding is evenzeer duidelijk dat ze enorme oppervlakten bos meden (Figuur 3). Dat wijst op keuzes (al opgemerkt door Van den Brink 1935).



Figuur 3. Voorkomen van Fluiters in West-Drenthe (bos: grijs) in 2012, gesplitst naar ongepaarde mannetjes en paren. *Distribution of Wood Warblers in western Drenthe (grey: woodland) in 2012, separately for solitary males and pairs.*

Polyterritorialiteit en solitaire mannetjes

Op een totaal van 34 vastgestelde territoria (aan de hand van zingende mannetjes) beoordeelde ik er 22 als behorende tot een solitair mannetje (65%). Daar ben ik behoorlijk zeker van, omdat het vogels betrof die ik tot eind juni, en enkele gevallen zelfs tot en met 6 juli, bij iedere controle zingend in hun territorium aantrof. Omdat ik de meeste ringde, zij het niet kleurrijnde, kon ik bovendien checken of ze een ring droegen. Slechts in twee gevallen vermoedde ik een polyterritoriaal mannetje, de meest zekere daarvan bij de Hoekenbrink in Boswachterij Smilde waar ik een actief zingend mannetje ving en op 100 meter afstand een vrouwtje broedend op zes eieren vond. Hoewel ik dat vrouwtje bijna 20 minuten kon observeren, zag ik geen mannetje in haar nabijheid. Helaas mislukte dit nest, en ontging me de kans om het mannetje te vangen tijdens het voeren in de jongenfase; het zou me niets verbaasd hebben als hij al geringd was geweest, namelijk de zanger die ik eerder op 100 m afstand had gevangen. Bij de overige nesten vond ik op slechts één locatie een zingend mannetje binnen 250 m afstand van een nest, namelijk in de buurt van Midzomer bij Diever. Dit zou hetzelfde mannetje geweest kunnen zijn als de nesthouder, te meer daar ik de ongepaarde man niet altijd zingend aantrof (en dus niet kon vinden). Bij alle overige gevallen kan polygamie alleen hebben opgetreden als een gepaarde man een tweede territorium op >450 m van het nest had gevestigd, wat niet waarschijnlijk is (Temrin 1989). Dat zou dan uitkomen op twee polyterritoriale mannetjes op een totaal van twaalf nesten, ofwel 16.7%.

Foto 3. Het kenmerkende biotoop van een Fluiters in West-Drenthe, grove den dominant, maar randgroei en menging met zomereik en vuilboom, een karige bodemvegetatie en een open bosstructuur, Berkenheuvel, de vroege ochtend van 21 juni 2012 (Foto: Rob Bijlsma). *Typical habitat of Wood Warblers in Drenthe, an open forest of Pinus sylvestris, Quercus robur and Rhamnus frangula and scarce vegetation on the forest floor, Berkenheuvel, early morning of 21 June 2012.*



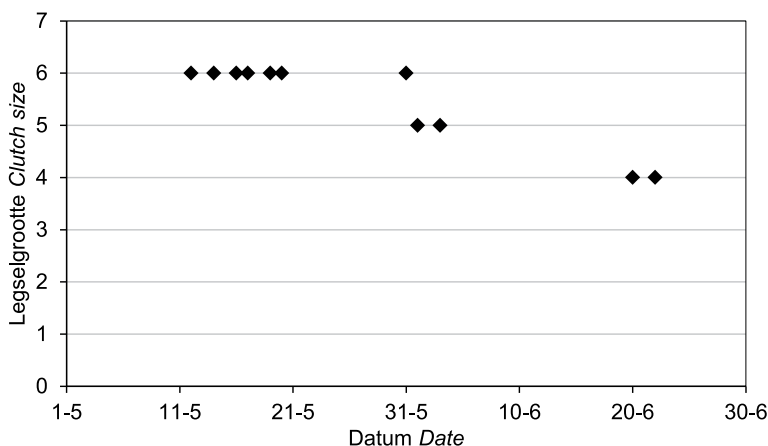
Nestsucces

In totaal vond ik twaalf nesten op 34 territoria (= zingende mannetjes). De start van de eileg kon ik in elf van die nesten uitrekenen: zes daarvan begonnen in mei, vijf in juni, gemiddeld 22 mei (SD = 4.12, spreiding 14 mei – 22 juni). De laatste twee gevallen hadden vermoedelijk betrekking op een nalegsel. Zeker weet ik dat niet.

De vroege nesten telden zonder uitzondering zes eieren, maar de latere nesten hadden meestal een vijf- of vierlegsel. Eén vijflegsel mislukte voordat de eieren uitkwamen; van dat nest bleef het legbegin onbekend omdat ik het nest pas vond toen het legsel al compleet was. In totaal vond ik zeven 6-legsels, drie 5-legsels en twee 4-legsels: gemiddeld 5.42 per legsel (standaardafwijking 0.76).

Van de twaalf nesten mislukten er negen, daarvan 1x in de eifase en 8x in de jongenfase. Als oorzaken van mislukking vond ik 6x naaktslakken, 2x muizenvraat en 1x onbekend. Van die naaktslakken weet ik in twee gevallen zeker dat die ook echt de oorzaak van mislukking waren, omdat ik de nog levende jongen onderkoeld in het nest vond, bedekt door twee tot vier naaktslakken *Arion ater* (en de oudervogel in het nest). Naaktslakken voelen zelf erg koud aan, en het slijm is bijzonder taai en lastig te verwijderen. Ik vermoed dat ondergeslijmde jongen geen kans op overleving hebben, zeker niet als ze nog onbevederd zijn (zie ook Bijlage 3). Bij een controle één of enkele dagen later waren de jongen dan ook dood en geheel verslijmd door de slakken die pontificaal op de jongen zaten (en bezig waren die te verteren?^[1]).

De drie geslaagde nesten waren begonnen op resp. 16 mei (6 eieren, 5 uitgekomen, 5 uitgevlogen), 20 juni (4 eieren, 4 uitgevlogen) en 22 juni (4 eieren, 4 uitgevlogen).

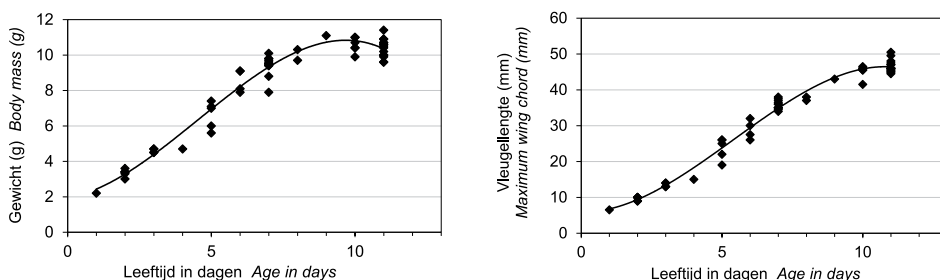


Figuur 4. Legselgrootte in relatie tot de start van de eileg van Fluiters in West-Drenthe in 2012.
Clutch size of Wood Warblers, in relation to onset of laying, in Drenthe in 2012.

¹ De naaktslak *Arion ater* wordt geacht plantenafval te eten (Jennings & Barkham 1976), maar gezien de frequentie waarmee ik naaktslakken op dode beesten aantref (en geregeld ook op levende, waaronder nestjongen van grond- en struikbroedende vogels) verdenk ik naaktslakken ervan omnivoor te zijn. Sowieso is het onderscheid herbivoor-omnivoor-carnivoor vooral geschikt voor tekstboeken; in het dagelijkse leven loopt dat vaak in elkaar over (Heinrich 2012).

Groeicurves van nestjongen

De groei van nestjonge Fluiters vertoont het standaardpatroon van een zwak sigmoïde curve met een afvlakking aan het eind van de nestfase (Figuur 5). In de gewichtontwikkeling was sprake van een lichte teruggang op dag 10 en 11, vlak voor het uitvliegen op dag 12 of 13. Voor de leeftijdsbepaling is de vleugellengte een betere maat dan het gewicht, zeker na dag 7, al is het gewicht een accurate ondersteuning in de eerste levensdagen (zie ook Rheinwald 1971 en Tiainen 1978).



Figuur 5. Groei van nestjonge Fluiters aan de hand van vleugellengte (boven) en gewicht (onder) gemeten aan 57 jongen in 10 nesten in Drenthe en 1 nest op de Veluwe waarvan ik de exacte uitkomstdatum wist, in 1987-2012 (zie Bijlage 1). Dag 0 = dag van uitkomen van de eieren. *Nestling growth of Wood Warblers (wing: upper panel, biomass: lower panel), based on 57 chicks with known hatching date in 10 nests in Drenthe and 1 nest on the Veluwe, in 1987-2012 (see Appendix 1). Day 0 = hatching day.*

Maten en gewichten van volgroeide Fluiters

Het gewicht van de gevangen Fluiters bewoog zich binnen smalle marges, ongeacht de broedstatus. Geen van de vogels die ik ving tussen 27 mei en 15 juli vertoonde rui.

De 18 mannetjes hadden gemiddeld een iets langere vleugel (gemiddelde met standaardafwijking: 77.6 ± 1.49 mm) dan de 5 vrouwtjes (75.0 ± 1.27 mm); ook de tarsus van mannen was iets langer dan die van vrouwen, namelijk resp. 17.82 ± 0.61 mm en 17.76 ± 1.27 mm. Hun gewichten liepen nauwelijks uiteen: mannen 9.60 ± 3.80 g, tegen vrouwen 9.66 ± 0.75 g. Ook de lengte van Kop + Snavel (overigens een maat die een grotere reproduceerbaarheid heeft dan snavelengte alleen) was nagenoeg gelijk voor mannen en vrouwen: resp. 28.85 ± 0.57 mm en 28.86 ± 0.71 mm (zie Bijlage 2 voor de exacte cijfers per individu). De maximale pootdikte, lateraal gemeten net boven de voet, varieerde van 1.2 tot 2.0 mm (die laatste maat kan een meetfout betreffen gezien de overige maten). Een ringmaat van 2.3 mm is derhalve ruim genoeg, misschien zelfs wat te ruim.

Discussie

Vervroegde aankomst

De vervroeging in de aankomst van mannetjes op de broedplaatsen in de afgelopen 40 jaar is vermoedelijk reëel. De waarneemintensiteit is gelijk gebleven, en alleen op de Veluwe ben ik iets meer afhankelijk geworden van anderen voor wat betreft aankomstgegevens (via waarneming.nl, en lokale waarnemers: dat heb ik proberen te ondervangen door alleen waarnemingen van de ZW-Veluwe te gebruiken, en pas vanaf de dag dat er drie of meer Fluiters werden gemeld tenzij ik de aankomst zelf vaststelde). Omdat de stand in de afgelopen decennia niet sterk is veranderd, speelt de populatieomvang in ieder geval geen rol bij een eventuele vervroeging (Sparks *et al.* 2005, Lehtikoinen & Sparks 2010).

Habitatkeus

In deze studie heb ik geen poging gedaan te achterhalen of Fluiters in het ene habitat meer voorkomen dan in het andere, noch of het voorkomen van clusters (zie ook Herremans 1993) een aanwijzing is voor een voorkeurshabitat. Figuur 3 wijst in ieder geval op grote lappen bos waar Fluiters ontbraken: is dat bos ongeschikt voor Fluiters? Op de lange termijn bekeken, een eeuw of langer, moet er niettemin iets ten positieve zijn veranderd voor Fluiters broedend in Nederland: meer bos, de laatste 10-20 jaar vooral ook meer gevarieerd bos waarbij naalddhoutopstanden bedoeld voor productie vaak zijn omgevormd tot gemengde bossen met een goed ontwikkelde struiklaag en tweede boomlaag. De sterke opkomst van braam, pijpestrootje en smele, soms aanwezig als een dichte mat, is echter een nadelige ontwikkeling, omdat Fluiters graag opener plekken op de bosbodem hebben (Reinhardt 2003). Het is niet verbazend dat Fluiters vrijwel ontbreken in bossen op rijke gronden, klei bijvoorbeeld, gezien de weelderige vegetatieontwikkeling op de bodems van dergelijke bossen (wat Van den Brink 1935 al was opgevallen).

Start eileg

Het jaar 2012, het jaar dat hier nader is uitgespit, was in vergelijking met het voorafgaande decennium een latertje: 58% van de legfels werd in mei gestart, en dat verschilt bijna niets van de 56% van 142 legfels die ik in 1975-78 op de ZW-Veluwe vond. De gemiddelde start van 22 mei werd weliswaar naar achteren getrokken door twee late legfels eind juni (zie daar het nadeel van kleine steekproeven), maar de afgelopen vijf jaar was een start rond 10-15 mei niet uitzonderlijk. Ook in Oost-Polen werd een lichte vervroeging gevonden, van gemiddeld eind mei in de jaren zeventig naar begin-half mei in de eerste helft van de jaren 2000 (Wesołowski & Maziarz 2009). Daar leek de temperatuur in het voorjaar een determinant voor de start van de eileg te zijn. De aankomst van mannetjes noch vrouwtjes is overigens in Oost-Polen vervroegd, iets wat in Nederland wél het geval is (althans voor de mannetjes, zij het zwakjes).

Afname in perspectief

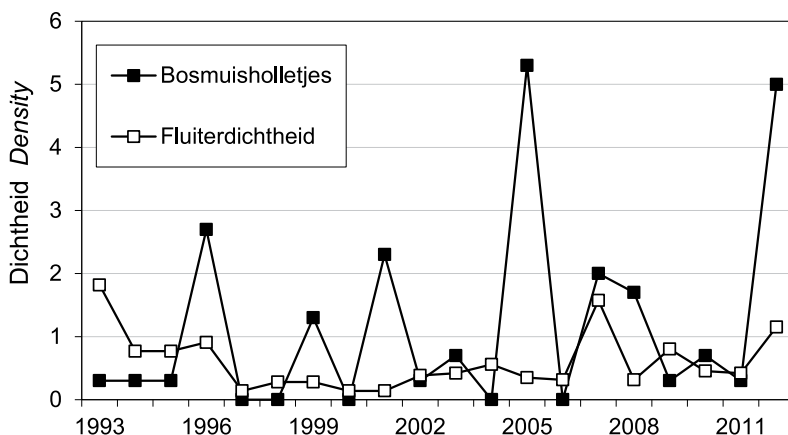
De Fluitsier heeft een zekere naam en faam als één van die lange-afstandstrekkingen die – althans in West- en Midden-Europa – een sterke achteruitgang te zien geven. Voor Groot-Brittannië is dat tegenzeglijk een feit (-62% over afgelopen 25 jaar; Eaton *et al.* 2009), zo ook voor Denemarken (-3.40% per jaar in 1975-2009), Finland (-3.90% per jaar in 1983-2005) en in Estland (-2.30% per jaar in 1983-2010) (Kuresoo *et al.* 2011). Reinhardt (2003) somt voor Midden-Europa een reeks van voorbeelden van achteruitgang op. Toch hangt de kwalificatie van afname sterk af van het tijdvak waarover je kunt kijken: de Nederlandse populatie, bijvoorbeeld, wordt ook geacht af te nemen (matige afname volgens Sovon, scherpe afname volgens Hustings *et al.* 2006), maar omdat die trend is berekend over 1985-2010 is een afname bijna onvermijdelijk gezien het feit dat de soort in de vroege jaren negentig ongekende piek aantallen te zien gaf (zie ook Figuur 1). Was de reeks gebaseerd geweest op een langer tijdvak, is de kans groot dat de soort als min of meer stabiel in de boeken was gekomen, zij het met uitschieters (Bijlsma *et al.* 2001, van der Wee 2004, Hustings *et al.* 2006, zie ook Fig. 1).

Maar hoe dan ook, als laat arriverende lange-afstandstrekker broedend in bossen met een behoorlijke loofhoutcomponent is het een soort die een meer dan gemiddelde kans loopt in de problemen te komen (Zwarts *et al.* 2009, Both *et al.* 2010). Is de soort in grotere problemen in gebieden waar Fluiters een meer strikte loofhoutbewoner is, zoals in het Verenigd Koninkrijk? Bonte Vliegenvangers op dat eiland laten een sterke afname zien, net als Fluiters (Goodenough *et al.* 2009, Goodenough *et al.* 2011). Beide soorten zijn er strikte loofhoutbewoners, vooral van zomereik, en laat dat nou net de habitat zijn waar Bonte Vliegenvangers – en misschien ook Fluiters – in Nederland óók in volle neergang zijn (Both *et al.* 2008). Kan het zijn dat, omdat beide soorten in Nederland veelvuldig – en in toenemende mate – in gemengd bos broeden, ze hier gevrijwaard zijn van een algehele achteruitgang (Both *et al.* 2010)? In loofbos is het aanbod van rupsen sterkt gepiekt én naar voren geschoven, terwijl het voedselaanbod in gemengd bos en naaldbos meer gespreid in de tijd en meer variabel van samenstelling is (Burger *et al.* 2012). Het voedsel van Fluiters, net als dat van Bonte Vliegenvangers (Burger *et al.* 2012), is bijzonder gevarieerd en bestaat uit veel meer dan rupsen alleen, zoals gevleugelde insecten en spinnen (in Białowieża National Park, waar deze groepen voor naaldbosbewonende Fluiters een groter aandeel in het nestjongendieet hebben dan in loofbos; Maziarz & Wesołowski 2010), en Hymenoptera, gaasvliegen, nachtvlinders, langpootmuggen en zweefvliegen op Vlieland (de Roos 1990). Zie hier direct één van de vele gaten in onze kennis: het voedsel (aanbod noch keus) van Fluiters is slecht bekend, een manco dat overigens voor heel veel meer zangvogels geldt (Berthold 1976, Cholewa & Wesołowski 2011). In Nederland heeft alleen Gerlof de Roos (1990) er notities van gemaakt, in vermoedelijk een buitenbeentjeshabitat (zeedennen en zwarte dennen met enige menging van zomereik, op een waddeneiland). Wie gaat daar wat aan doen? Niets eenvoudiger dan Fluiters van nabij observeren, je hebt er niet eens een telescoop voor nodig.

Broedsucces

Het lage broedsucces in Drenthe in 2012 kan een uitzondering zijn geweest. Het jaar deed me sterk denken aan 1978, ook een regenrijk jaar, waarin ik op Planken Wambuis bijvoorbeeld 12 eerste legfels en 6 nalegels vond; slechts drie daarvan resulteerden in (14) uitvliegende jongen. In dat jaar constateerde ik voor het eerst dat naaktslakken een belangrijke oorzaak van nestmislukking kunnen zijn wanneer er langdurig regen valt en de temperatuur laag is (Bijlsma 1991: 15 van 22 verloren nesten op de ZW-Veluwe door naaktslakken overgenomen). In 2012 vond ik wederom geregeld nesten met dode jongen bedekt door naaktslakken *Arion ater*, in twee gevallen zelfs al voordat de jongen dood waren (maar wel bijna, gezien de onderkoeling van de jongen en hun uiterst trage bewegingen; ik moest ze in de hand nemen en opwarmen alvorens er weer beweging in kwam). Predatie is gewoonlijk de doorslaggevende factor in nestmislukkingen bij Fluiters, vooral door muizen (met waarschijnlijk een hoofdrol voor Bosmuis *Apodemus sylvaticus*, al bleek dat niet uit de Zwitserse studie van Grendelmeier 2011, noch uit die van Mallord *et al.* 2012 in Wales) en een scala aan gevleugelde (vooral Gaai *Garrulus glandarius*; Mallord *et al.* 2012) en harige predatoren (Grendelmeier 2011).^[1] Een misluktingspercentage van 75% is aan de hoge kant, al vonden Wesołowski & Maziarz in Białowieża National Park in drie van 12 jaren van onderzoek tussen 1976 en 2005 misluktingspercentages van 80% of meer (in 1976-79 was het gemiddelde verlies zelfs >70% bij 574 nesten; Wesołowski 1985). In hun studiegebied werd een fraaie negatieve correlatie gevonden tussen muizen aantallen en fluiteraantallen: jaren met veel muizen gingen gepaard met weinig Fluiters. Eenzelfde verband, zij het zwakker, werd ook in Zwitserland gevonden (Grendelmeier 2011). Van zo'n verband is in Drenthe echter niets te merken (Figuur 6, Foto 4), ook niet als ik de bosmuizendichtheid in april aanhoud.

¹ Het is niet zo eenvoudig een predatiegeval aan een specifieke predator toe te schrijven. De studie van Mallord *et al.* (2012), waarin gebruik werd gemaakt van camera's bij nesten, bewees dat identificatie van rovers op basis van achtergebleven sporen lang niet altijd tot de juiste conclusie hoeft te leiden.



Figuur 6. Dichtheid van Fluiters (paren/100 ha) in West-Drenthe en relatieve dichtheid van Bosmuizen (gemiddeld aantal belopen holletjes per 10x10 m in mei, in drie proefvlakken in West-Drenthe). *Wood warbler density (open symbols: pairs/100 ha) in western Drenthe compared to relative density of Wood Mice in May (black symbols: active burrows per 10x10 m, in three plots in western Drenthe).*

Polyterritorialiteit en polygynie

In 12 van 34 territoria in West-Drenthe bleek een vrouw met nest voor te komen; de overige 65% van de territoria betrof solitaire mannen. Polyterritorialiteit stelde ik weinig vast in 2012: mogelijk 2x op 12 broedgevallen, ofwel 16.7%. Helaas had ik slechts indirecte bewijzen voor deze gevallen, maar wel weet ik zeker dat beide mannetjes er in hun tweede territorium geen vrouwtje op na hielden. Rheinhardt (2003) vond in een gebied nabij de Bodensee (Meer van Konstanz) in Baden-Württemberg een aandeel solitaire mannen van 63% (19 van 30 territoria). Temrin *et al.* (1997), die in Zweden nabij Stockholm onderzoek deden (1982-85, 1987, 1992-94), vonden dat 63% van de mannetjes er een tweede territorium op na hielden (dat is dus niet hetzelfde als solitaire mannen, al kunnen ze makkelijk als zodanig worden geboekt), soms in een uithoek van hun eerste territorium, maar ook wel op enige afstand van hun eerste territorium. Ongeveer 20% van die mannetjes slaagde erin een tweede vrouwtje aan te trekken (Temrin & Stenius 1994, Temrin *et al.* 1997). Dat is een aanmerkelijk hoger percentage dan Tomasz Wesołowski (1987) in 1976-79 in Oost-Polen vond, namelijk 11 op 137 mannetjes met twee vrouwtjes (10.2%, inclusief een mannetje met drie vrouwtjes), terwijl maar elf mannetjes op 137 territoria ongepaard waren (8.0%).

Rui

De laatste volwassen vogels die ik ving, op 15 juli, vertoonden nog geen rui. Aan de noordelijke rand van hun verspreidingsgebied, in de Leningrad oblast en in Karelië, vond Lapshin (2005) echter al begin juli enkele ruiende mannetjes en vrouwtjes, vogels die nog bezig waren hun jongen te voeden. Begin augustus waren daar alle adulte vogels in rui, terwijl de juvenielen vrijwel direct na het uitvliegen al met hun post-juveniele rui waren begonnen (begin juli). Kennelijk kan er overlap zijn tussen broeden en rui. In de jaren zeventig stelde ik geregeld tweede broedsels vast bij Fluiters op de ZW-Veluwe, vogels die daarom nog in augustus jongen in het nest hadden. De kans is groot dat zulke vogels ook al met de rui waren gestart, maar zeker weet ik dat niet omdat ik ze toen nog niet ving. Overigens heb ik al jaren niet meer het idee dat Fluiters nog geregeld tweede broedsels maken; klopt dat, en zo ja, waarom dan?

Tot slot

In slechts één jaar tijd is het mogelijk gebleken veel over Fluiters overhoop te halen, en dat tussen neus en lippen door. Niet dat daarmee vragen kunnen worden beantwoord, wél dat er vragen zijn opgeroepen die smeken om een intensievere aanpak. Wat weten we nou eigenlijk van die Fluiters in Nederland? Volstaat het om rücksichtslos te blijven tellen? Is het niet interessanter achter het hoe en waarom van die raadselachtige, strak in het pak zittende, Afrikaganger te komen? Bovenstaande laat zien dat het een verhoudingsgewijs makkelijke soort is om onderzoek aan te doen. Wie neemt de handschoen op en stort zich op habitatkeus (en bovenal: op veranderingen daarin in de afgelopen decennia), aantalsveranderingen, polygynie, voedsel, broedbiologie, rui en fenologie? Misschien niet dat alles tegelijk, maar stukje bij beetje...^[1]

En dat reikhalzen dan, zal de lezer misschien denken, hoe zit het daar mee? Dat is iets voor een ander stukje, waarin ook Afrika een rol zal spelen.

Dank

To Tomasz Wesolowski, a *brother in arms*, who stimulated me to resume the old handiwork on Wood Warblers and whose many Wood Warbler publications are a source of inspiration. En aan Christiaan Both, voortdurend op zoek naar evolutionaire achtergronden zonder de levende vogels en hardcore veldwerk uit het oog te verliezen. Vragenstellers, die het leven interessant maken.

Ecology of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in Dutch woodlands

A study of the breeding biology of Wood Warblers in western Drenthe in the northern Netherlands (4500 ha, of which 2900 ha forested) in 2012 was expanded with long-term data on phenology and trends in the same region, and on the Veluwe (7150 ha of woodland) and Planken Wambuis (1277 ha of woodland) in the central Netherlands. Wood Warbler numbers showed wide annual variations, with a factor of 9–14 in two regions in Drenthe (1984–2012) and a factor of 17–41 in two study plots on the Veluwe (1974–2012). Numbers since the mid-1970s can be considered rather stable except for an upsurge of short duration in the early 1990s, the latter recorded in many different regions throughout the country and perhaps the reason why monitoring schemes suggest a decline (having started around the apex in the 1990s). Mean densities ranged between almost nil up to 7.5 pairs/100 of woodland, depending on region and year. Fluctuations in numbers were rather synchronized between regions, especially during peak years like 1990 and 1993.

In 2012, 22 out of 34 territories were occupied by a solitary male in Drenthe. Of twelve paired males, two were presumably polyterritorial (not based on colour-ringed individuals, but based on behaviour and singing schedules of males within 250 m of a territory with a breeding female).

Spring arrival on the breeding grounds, here exemplified as mean arrival date of the first three males, showed an advancement in both Drenthe (1990–2012) and Veluwe (1968–2012), from early May in the 1970s to mid/late April in later decades. Egg-laying in Drenthe in 2012 commenced around mid-May. Mean start of laying in 11 pairs was 22 May (SD=4.12, range 14 May–22 June), and two pairs starting in late June are considered to have been repeat layings. Of 12 clutches, only three resulted in (13) fledglings. One clutch failed during the egg stage, eight during the nestlings stage. Causes of failure were slugs (6x, of which two cases could be unambiguously attributed to *Arion ater*, invading the nest and covering the chicks in a thick layer of slime), mice (2x) and unknown (1x). Clutch size declined from 6 in mid-May to 5–6 in late May/early June and to 4 in late June (7x C/6, 2x C/5, 2x C/4). Growth curves

1 Deze verzuchting deed ik overigens ook al ruim 20 jaar geleden (Bijlsma 1991). Is het verwonderlijk dat ik recent op basis van gepubliceerde avifauna's niet anders kon concluderen dan dat Nederlandse vogelaars geen progressie vertonen en – in het gunstigste geval – niet veel verder komen dan tellen en soortenjagen (Bijlsma 2012)?

were constructed from measurements on chicks with known hatching date (maximum wing chord, body mass) till day 11.

Eighteen adult males and five adult females were captured in Drenthe in the 2012 breeding season, mostly consisting of solitary males. Measurements (body mass, maximum wing chord, tarsus, tarsus+heel, leg width and head+bill) are given separately for each individual. None of the birds captured between 27 May and 15 July were moulting. Feathers (2 rectrices, central tertial) were collected for stable isotope analysis. Captured birds resumed their normal activities (singing, feeding) within minutes of their release.

Foto 4. Holletje van een Bosmuis met de kenmerkende zandkegel ervoor, in fluiterterritorium op de Oude Willem, West-Drenthe, 13 september 2012 (Foto: Rob Bijlsma). Fluiters in Polen en Zwitserland 'mijden' broedgebieden wanneer er veel muizen zijn, en je vraagt je af of ze daarbij deze zandkegels gebruiken als indicatie van de muizendichtheid. In Nederland ontbreekt die negatieve correlatie tussen muizen- en fluiterdichtheid. *Tell-tale sandpile in front of an active Wood Mouse's burrow, perhaps used by Wood Warblers to estimate local mouse densities. In Poland and Switzerland, Wood Warbler density negatively correlates with mouse density, but not in The Netherlands.*



Literatuur

- Berthold P. 1976. Animalische en vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. *J. Ornithol.* 117: 145-209.
- Bijlsma R.G. 1991. Monitoring: meer dan turven alleen. *SOVON-Nieuws* 4(2): 7-8.
- Bijlsma R.G., Hustings F. & Camphuysen C.J. 2001. Algemene en schaarse vogels van Nederland. (Avifauna van Nederland 2). GMB Uitgeverij & KNNV Uitgeverij, Haarlem & Zeist.
- Bijlsma R.G. 2012. Ornithology from the tree tops. *Ardea* 100: 3-4.
- Both C., Bijlsma R.G. & Schekkerman H. 2008. Broeden in een warmer wordende wereld: vertrekken of verrekken? *Limosa* 81: 154-162.
- Both C., van Turnhout C.A.M., Bijlsma R.G., Siepel H., van Strien A.J. & Foppen R.P.B. 2010. Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proc. R. Soc. B* 277: 1259-1266.
- Brink J.N. van den 1935. Een korte bijdrage over de biotoop van de fluitier *Phylloscopus s. sibilatrix* (Bechst.). *Orgaan Club Ned. Vogelk.* 8: 50-54.
- Burger C. *et al.* 2012. Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in pied flycatcher diet depending on habitat variation. *J. Anim. Ecol.* 81: 926-936.
- Cholewa M. & Wesolowski T. 2011. Nestling food of European hole-nesting passerines: do we know enough to test the adaptive hypotheses on breeding season? *Acta Ornithologica* 46: 105-116.
- Eaton M.A. *et al.* 2009. Birds of Conservation Concern 3: the population status of birds in the United Kingdom, Channel Islands and Isle of Man. *British Birds* 102: 296-341.
- Fouarge J.G. 1968. Le Pouillot siffleur *Phylloscopus sibilatrix* Bechstein. *Gerfaut* 58: 179-368.
- Gebhardt L. 2006. Die Ornithologen Mitteleuropas. AULA-Verlag, Wiebelsheim.
- Grendelmeier A. 2011. The enigmatic decline of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*: nest predation and habitat characteristics. Masterarbeit der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bern, Bern.
- Heinrich B. 2012. Life everlasting: the animal way of death. Houghton Mifflin Harcourt, Boston.
- Herremans M. 1993. Clustering of territories in the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*. *Bird Study* 40: 12-23.
- Hobson K.A., Bowen G.J., Wassenaar L.I., Ferrand Y. & Lormee H. 2004. Using stable hydrogen and oxygen isotope measurements of feathers to infer geographical origins of migrating European birds. *Oecologia* 141: 477-488.
- Hustings M.F.H., Kwak R.G.M., Opdam P.F.M. & Reijnen M.J.S.M. 1985. Vogelinventarisatie: Achtergronden, richtlijnen en verslaglegging. Pudoc, Wageningen.
- Hustings F., van der Coelen J., van Noorden B., Schols R. & Voskamp P. 2006. Avifauna van Limburg. Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Maastricht.
- Jennings T.J. & Barkham J.P. 1976. Quantitative study of feeding in woodland by the slug *Arion ater*. *Oikos* 27: 168-173.
- Kuresoo A., Pehlak H. & Nellis R. 2011. Population trends of common birds in Estonia in 1983-2010. *Estonian Journal of Ecology* 60: 88-110.
- Lapshin N.V. 2009. Specific features of annual cycles in long-distance migrant birds living at the range boundary: the example of the Wood Warbler, *Phylloscopus sibilatrix*, in the taiga zone of northwestern Russia. *Russian Journal of Ecology* 40: 199-205.
- Lehikoinen E.A. & Sparks T.H. 2010. Changes in migration. In: Møller A.P., Fiedler W. & Berthold P. (eds), Effects of climate change on birds: 89-112. Oxford University Press, Oxford.
- Mallord J.W., Orsman C.J., Cristinacce A., Butcher N., Stowe T.J. & Charman E.C. 2012. Mortality of Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* nests in Welsh Oakwoods: predation rates and the identification of nest predators using miniature nest cameras. *Bird Study* 59: 286-295.

- Maziarz M. & Wesolowski T. 2010. Timing of breeding and nestling diet of Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix* in relation to changing food supply. *Bird Study* 57: 540-552.
- Pelkewijk J.J. van 1948. Deze mooie wereld. Met voorafgaand woord van Prof. Dr. N. Tinbergen. Ploegsma, Amsterdam.
- Rheinhardt A. 2003. Habitatwahl und Brutbiologie beim Waldlaubsänger (*Phylloscopus sibilatrix*) im Bodenseegebiet in Hinblick auf den derzeitigen Bestandsrückgang. Diplomarbeit Universität Konstanz, Konstanz.
- Rheinwald G. 1971. Gewichtsentwicklung nestjunger Waldlaubsänger (*Phylloscopus sibilatrix*). *Bonn. zool. Beitr.* 22: 247-251.
- Roos G. Th. de 1990. Fluiter *Phylloscopus sibilatrix* op Vlieland. *Limosa* 63: 25.
- Sparks T.H., Bairlein F., Bojarinova J.G., Lehtikainen E.A., Rainios K., Sokolov L.V. & Walker D. 2005. Examining the total arrival distribution of migratory birds. *Global Change Biol.* 11: 22-30.
- Svårdson G. 1947. Bigami hos grönsångaren. *Vår Fågelvärld* 3: 106-109.
- Svensson L. 1984. Identification guide to European passerines. Third, enlarged edition. Privately published, Stockholm.
- Temrin H. 1986. Singing behaviour in relation to polyterritorial polygyny in the wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*). *Anim. Behav.* 34: 146-152.
- Temrin H. & Jakobsson S. 1988. Female reproductive success in polyterritorial wood warblers (*Phylloscopus sibilatrix*). *J. Ornithol.* 23: 225-231.
- Temrin H. 1989. Female pairing options in polyterritorial wood warblers *Phylloscopus sibilatrix*: are females deceived? *Anim. Behav.* 37: 579-586.
- Temrin H. & Stenius S. 1994. How reliable are behavioral cues for assessment of male mating status in polyterritorial wood warblers, *Phylloscopus sibilatrix*? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 147-152.
- Temrin H., Brodin A., Åkerström O. & Stenius S. 1997. Parental investment in monogamous pairs of wood warblers (*Phylloscopus sibilatrix*). *J. Ornithol.* 138: 93-101.
- Tiainen J. 1978. Nestling growth in three *Phylloscopus* warblers in Finland. *Ornis Fennica* 55: 1-15.
- Treuenfels H. v. 1937. Beitrag zur Brutbiologie des Waldlaubsängers (*Phyllocopus sibilatrix*). *J. Ornithol.* 85: 605-623.
- Waldeck K. 1949. Over enkele waarnemingen in het broedgebied van de fluiter, (*Phylloscopus sibilatrix*) en van de bosrietzanger, (*Acrocephalus palustris*). *Limosa* 22: 408-409.
- Wee J. van der 2004. De Fluiter in Limburg; een toentje lager... *Limburgse Vogels* 14: 23-27.
- Wesolowski T. 1985. The breeding ecology of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in primeval forest. *Ornis Scandinavica* 16: 49-60.
- Wesolowski T. 1987. Polygyny in three temperate forest *Passerines* (with a critical review of hypotheses for the evolution of polygyny). *Acta Ornithologica* 23: 273-302.
- Wesolowski T. & Maziarz M. 2009. Changes in breeding phenology and performance of Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix* in a primeval forest, a thirty-year perspective. *Acta Ornithologica* 44: 69-80.
- Wesolowski T., Rowinski P. & Maziarz M. 2009. Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix*: a nomadic insectivore in search of safe breeding grounds? *Bird Study* 56: 26-33.
- Zwarts L., Bijlsma R.G., van der Kamp J. & Wymenga E. 2009. Living on the edge: Wetlands and birds in a changing Sahel. KNNV Publishing Utrecht.

Adres:

Doldersummerweg 1, 7983 LD Wapse, rob.bijlsma@planet.nl

Bijlage 1. Vleugellengte (mm, maximaal gestrekt) en gewicht (g) van nestjonge Fluiters (dag 0 = geboortedag), op basis van eigen metingen in Drenthe (1987-2012) en in Duitsland (Rheinwald 1971). Van elke maat is het gemiddelde (x), de standaardafwijking (SD), de spreiding (Min, Max) en het aantal metingen (N) gegeven. *Maximum wing chord (mm) and body mass (g) of nestling Wood Warblers (day 0 = hatching day), based on measurements taken by the author in Drenthe in 1987-2012 and by Rheinwald (1971) in Germany, 20 km N of Freiburg. x = mean, SD = standard deviation, Min-Max = range of measurements, N = number of chicks measured.*

Leeftijd		Auteur					Auteur					Rheinwald 1971				
Age	Vleugel (mm) Wing (mm)					Gewicht (g) Body mass (g)					Gewicht (g) Body mass (g)					
	x	SD	Min	Max	N	x	SD	Min	Max	N	x	SD	Min	Max	N	
0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.6	0.2	1.3	1.9	9	
1	6.5	-	6.5	6.5	1	2.2	-	-	-	1	2.5	0.4	1.9	3.0	5	
2	9.7	9.0	9.0	10.0	6	3.4	0.2	3.0	3.6	6	2.3	0.4	1.4	2.6	12	
3	13.5	0.6	13.0	14.0	4	4.6	0.1	4.5	4.7	4	3.7	0.7	2.8	4.8	12	
4	15.0	-	-	-	1	4.7	-	-	-	1	4.6	0.7	3.3	5.6	12	
5	23.6	3.1	19.0	26.0	5	6.6	0.8	5.6	7.4	5	6.5	0.8	5.5	7.4	6	
6	28.9	2.6	26.0	32.0	4	8.6	0.6	7.9	9.1	4	7.5	0.8	5.9	8.2	6	
7	35.8	1.2	34.0	38.0	12	9.4	0.6	7.9	10.1	12	8.6	0.7	7.3	9.4	12	
8	37.5	0.7	37.0	38.0	2	10.0	0.4	9.7	10.3	2	10.7	0.6	10.0	11.6	5	
9	43.0	-	-	-	1	11.1	0	0	0	1	10.6	0.4	10.0	11.3	12	
10	45.2	1.8	41.5	46.5	6	10.6	0.4	9.9	11.0	6	9.9	0.9	8.4	11.3	13	
11	46.6	1.7	46.5	50.5	15	10.4	0.5	9.6	11.4	15	9.9	0.8	8.8	11.1	6	
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8.8	0.3	8.6	9.1	3	

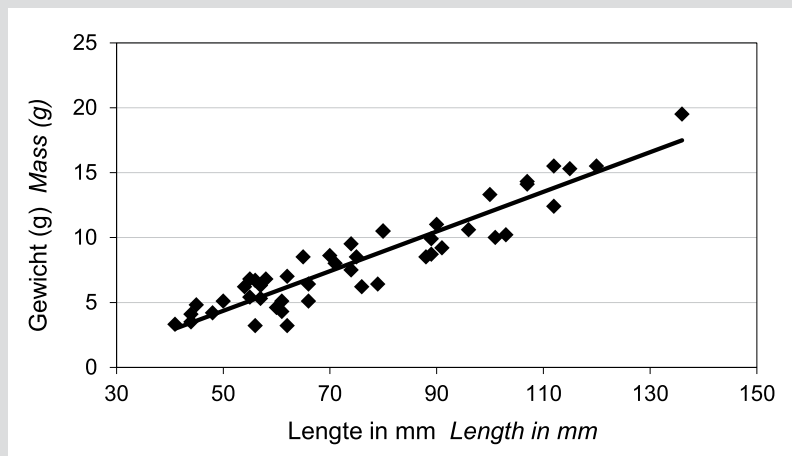
Bijlage 2. Maten en gewichten van volwassen Fluiters in het Drents-Friese Woud in 2012. Sex (gebaseerd op zang en broedvlek): m = man, v = vrouw; Status: + = gepaard, - = ongepaard; Vleugel: maximaal gestrekt en bocht weggedrukt; P8: geteld van binnen naar buiten; Tarsus: volgens Fig. 12 in Svensson 1984; T+H = tarsus + hiel; K+S = kop + snavel. Alles gemeten door dezelfde persoon. *Biometry of full-grown Wood Warblers captured in western Drenthe in 2012, with Sex (m=male, v=female), Status (paired or not), Body mass (g), Maximum wing chord (to the nearest 0.5 mm), P8 (to the nearest 0.5 mm, counted descendantly), Tarsus (following Fig. 12 in Svensson 1984, to the nearest 0.1 mm) and Tarsus + Heel (to the nearest 0.1 mm), Leg width (to the nearest 0.1 mm, measured laterally, i.e. maximum width, just above the foot) and Head + Bill (to the nearest 0.1 mm).*

Ring	Sex	Datum	Uur	Status	Gram	Vleugel	P8	Tarsus	T+H	Poot	K+S
Ring	Sex	Date	Hr	Status	Gr	Wing	P8	Tarsus	T+H	Leg	H+B
AT.62338	m	27 mei	14	-	10.0	79.0	61.0	17.8	20.3	1.7	28.5
AT.62339	m	27 mei	15	-	10.5	76.0	58.5	17.3	-	1.6	29.9
AT.62352	m	13 juni	7	-	9.6	80.0	62.5	17.2	20.0	1.8	29.3
AT.62353	m	13 juni	9	-	9.5	76.0	59.5	18.7	21.4	1.8	29.6
AT.62354	m	13 juni	10	-	9.1	77.0	59.0	16.7	19.2	2.0	28.2
AT.62355	v	13 juni	12	+	9.0	74.0	57.0	17.8	20.4	1.3	28.4
AT.62356	m	13 juni	12	+	9.5	78.0	61.0	17.1	20.1	1.6	28.6
AT.62362	m	13 juni	13	-	9.6	76.5	69.0	17.8	22.6	1.4	27.6
AT.62368	m	16 juni	8	-	9.7	80.0	61.0	18.9	19.3	1.6	29.1
AT.62369	m	17 juni	9	-	9.8	77.5	58.5	17.9	20.6	1.6	28.2
AT.62370	m	18 juni	6	-	9.6	77.0	58.5	17.7	20.5	1.2	28.2
AT.62371	v	18 juni	8	+	10.2	76.5	57.5	18.0	20.6	1.7	28.8
AT.62372	m	19 juni	7	-	9.9	79.5	61.0	17.9	20.3	1.3	28.1
AT.62373	m	19 juni	8	-	9.5	76.0	58.5	17.0	19.7	1.6	29.0
AT.62374	m	19 juni	10	-	10.0	79.0	60.5	18.2	21.0	1.5	29.5
AT.62375	v	19 juni	11	+	10.7	76.0	57.5	18.3	20.8	1.3	30.2
AT.62376	m	21 juni	6	-	9.6	78.0	60.0	18.2	20.6	1.3	29.0
AT.62379	m	25 juni	6	+	9.1	76.5	58.5	18.3	20.5	1.3	27.9
AT.62380	m	25 juni	9	-	9.5	78.5	60.0	18.7	21.3	1.4	29.7
AT.62381	m	26 juni	12	-	9.5	75.5	58.0	17.7	20.7	1.3	29.2
AT.62382	v	8 juli	7	+	9.2	75.0	57.5	17.4	20.4	1.4	28.6
AT.62387	v	15 juli	8	+	9.2	73.5	56.0	17.3	20.1	1.5	28.3
AT.62392	m	15 juli	8	+	8.8	76.0	58.5	17.7	19.7	1.3	29.7

Bijlage 3. Lengte van Zwarte Wegslakken *Arion ater* afgezet tegen het gewicht, gebaseerd op metingen op Berkenheuvel, Vroome Veld en randen van het beekdal van de Vledder Aa, 22-24 september 2012. *Length versus body mass in Arion ater, based on measurements taken in western Drenthe, 22-24 September 2012.*

De Zwarte Wegslak was in 2012 zeer algemeen in West-Drenthe. De omstandigheden waren dan ook gunstig: veel neerslag, vochtige bossen en beemden, niet al te hoge temperaturen. De lengtematen zijn enigszins inflatoir, omdat naaktslakken zich behoorlijk kunnen uitstrekken (of intrekken). Ik nam hun lengtemaat door er voorzichtig een liniaal naast te houden als ze in gestrekte houding op de grond zaten, maar dat wil niet zeggen dat altijd de maximale maat werd verkregen. Het gewicht nam ik met een digitale weegschaal, nauwkeurigheid 0.1 mm. Het slijm van de Zwarte Wegslak is taai en kleverig. Met water is het gemakkelijk te verwijderen van handen en weegschaal, maar het werd een smeerboel als ik mijn handen zonder water probeerde schoon te krijgen. Naakte nestjongen van Fluiters bleven óók kleverig als ik de naaktslak er vanaf trok. Bevederde jongen bleven soms last houden doordat het slijm de veren aan elkaar kleefde waardoor de warmtehuishouding ontregeld raakte. Bedenk daarbij dat naaktslakken van zichzelf al koud aanvoelen.

Fluiters wegen hooguit 10-11 gram, ongeveer het gewicht van een forse Zwarte Wegslak (zie Figuur 7). Dat maakt het – in combinatie met de kleverigheid en kracht van de voet van de naaktslak – onmogelijk voor jonge en volwassen Fluiters om naakte binnendringers te verwijderen. Of de naaktslakken de jongen opzettelijk beslijmden (actieve ‘predatie’), om aldus sterfte te bewerkstelligen en eventueel voedingsstoffen aan de lijkes te onttrekken, durf ik niet te zeggen.



Figuur 7. Gewicht uitgezet tegen lengte van de Zwarte Wegslak, gebaseerd op metingen van 43 naaktslakken in West-Drenthe op 22-26 september 2012. *Body mass as function of length in Arion ater, based on 43 individuals in western Drenthe, 22-26 September 2012.*